c-fos-like 蛋白在尖唇散白蚁繁殖蚁和工蚁性腺中的表达

苏晓红[1,2]，魏艳红[1]，刘　晓[1]，崔文豪[1]，朱　蓉[1]
（1. 西北大学生命科学学院，西安 710069；2. 陕西省动物研究所，西安 710032）

摘要：为了探讨 c-fos 原癌基因在白蚁生殖品级和非生殖品级性腺发育中的作用，揭示白蚁不同品级性腺发育的调节机理，本研究运用免疫细胞化学定位方法对尖唇散白蚁 *Reticulitermes aculabialis* 繁殖蚁和工蚁精、卵发生过程中的 c-fos 蛋白表达进行了研究。结果显示：雌性繁殖蚁在末龄若虫期的卵子发生过程中有 c-fos-like 表达，c-fos-like 免疫阳性物质定位于生长期的卵母细胞核和滤泡细胞核中；而繁殖蚁成虫的卵子发生过程中没有 c-fos-like 免疫阳性反应。雄性繁殖蚁在末龄若虫期时精子发生过程中没有 c-fos-like 表达，而发育到成虫期有 c-fos-like 免疫阳性反应，阳性物质定位于精原细胞的细胞核中。工蚁精、卵发生过程中均没有 c-fos-like 的表达。结果提示：c-fos 在调节繁殖蚁精子和卵子发生方面有重要作用，c-fos 可能通过调节精原细胞增殖参与精子的发生；在卵巢中可以直接作用于生长期的卵母细胞和滤泡细胞来调节卵子的发生。在工蚁性腺中 c-fos 表达缺失可能导致卵母细胞和滤泡细胞无法正常发育，精原细胞停止增殖而使精子发生处于相对抑制状态。工蚁性腺退化不育可能与 c-fos 没有正常表达有关。
关键词：白蚁；尖唇散白蚁；c-Fos 蛋白；卵子发生；精子发生；繁殖蚁；工蚁；免疫细胞化学定位
中图分类号：Q966　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：0454-6296(2011)02-0232-06

Expression of c-fos-like protein in the gonad of reproductives and workers of *Reticulitermes aculabialis* (Isoptera: Rhinotermitidae)

SU Xiao-Hong[1,2], WEI Yan-Hong[1], LIU Xiao[1], CUI Wen-Hao[1], ZHU Rong[1] (1. College of Life Sciences, Northwest University, Xi'an 710069, China; 2. Shaanxi Institute of Zoology, Xi'an 710032, China)

Abstract: Proto-oncogene product c-fos protein (Fos) plays a central role in the regulation of cellular growth and differentiation. The role of Fos in the regulation of germ cell progression during spermatogenesis and oogenesis has been studied in vertebrates, but little is known about the expression and role of Fos during spermatogenesis and oogenesis in insects. In order to identify c-fos proto-oncogene in different gonad of termites and the difference of germ cell development between non-reproductive and reproductive caste, the expression of Fos was examined in gonads of termite *Reticulitermes aculabialis* with immunocytochemical localization method. The results showed that c-fos-like protein (Fos-like) existed in the nucleus of oocytes and follicle cells at the growth stage of oogenesis in the last instar nymphs, but its expression was not detected during the oogenesis in workers. During the spermatogenesis of the termite, Fos-like immunopositive substance was localized in spermatogonial nuclei of reproductive adults, no immunoreactivity for Fos-like was detected in spermatogenesis of workers. The results suggest that Fos-like activity exerts a regulatory role in the spermatogenesis and oogenesis of the termite. The spermatogenesis is affected by Fos-like which directly regulates spermatogonial proliferation to form sufficient spermatozoa for fertilization, and Fos-like is also required in follicle cells for oocyte growth. Therefore, the absence of c-fos expression in the germ cells of worker may be one of reasons that the worker caste is curtailed in fertility to functional or complete sterility.
Key words: Termite; *Reticulitermes aculabialis*; c-Fos protein; oogenesis; spermatogenesis; reproductive termite; worker termite; immunocytochemical localization

原癌基因是一组调控细胞生长、分化乃至程序性死亡的重要基因，它们分别起着生长因子、生长因子受体和信号转换、胞内信息传导、基因转录调节因子、DNA 合成启动因子等作用。c-fos 是原癌

基金项目：陕西省自然科学基金项目(2010JM3013)；陕西省教育厅自然科学基金项目(2010JK849)
作者简介：苏晓红，女，1967 年生，陕西蒲城人，副教授，研究方向为昆虫生理，E-mail：sxhyhy@yahoo.com.cn
收稿日期 Received：2010-09-15；接受日期 Accepted：2010-12-19

基因家族中重要的成员之一，其编码的蛋白是核内重要的癌蛋白(Fos)，作为转录调节因子能够瞬时诱导触发其他特异基因的表达，对细胞的分化、增殖及凋亡具有重要的调节作用。c-fos 在调节生殖细胞生长和分化中也扮演重要作用，在脊椎动物中已经证实在精子发生中 c-fos 在精原细胞和精母细胞表达，参与调节精母细胞和精原细胞的生长和发育，而且 c-fos 表达与生殖周期有密切关系(Chieffi *et al.*, 1995, 1997; Cobellis *et al.*, 2002)。Fos 在昆虫中的存在已经得到证实并且对昆虫的生长发育起重要的调节作用，Fos 作为转录调节因子在昆虫中的作用也许与哺乳动物中的作用相似(Riesgo-Escovar and Hafen, 1997; Kockel *et al.*, 2001; Rousseau and Goldstein, 2001; Ciapponi and Bohmann, 2002; 苏晓红等, 2005)，在果蝇 *Drosophila* 的卵子发生过程中 Fos 调节滤泡细胞的发育(Dequier *et al.*, 2001; Dobens *et al.*, 2001)。

白蚁是社会性昆虫，具有极其奇妙而复杂的品级分化。白蚁品级的决定，不取决于受精卵的遗传特性，在卵期并不包含决定品级分化的某种特殊的因素，品级分化现象是在卵期以后的发育阶段中才出现的，称为“非遗传多型性”(Scharf *et al.*, 2003)。在白蚁巢群中，生殖能力差异的分化达到了极端，一部分个体在发育中增强了生殖能力，成为生殖机器即蚁后和蚁王；另一部分个体降低了生殖能力或完全不育成为工蚁和兵蚁。工蚁是巢群中数量最多的品级，具有从不育转化为补充繁殖蚁的潜能。原始繁殖蚁对补充繁殖的产生具有较强的抑制作用，群体发展速度在品级分化的调节上起到不可忽视的作用(刘源智等, 2002)。为了蚁群的发展，工蚁在发育过程中性腺退化而不能生育；同样应急于蚁群的生存和发展，工蚁性腺也可以急速发育而成为补充繁殖蚁(黄复生等, 2000)。c-fos 作为调节生殖细胞发育的重要因子，是否也参与白蚁精卵发生过程，在繁殖蚁和工蚁生殖细胞发育过程中的表达是否有差异？尖唇散白蚁 *Reticulitermes aculabialis* 隶属于等翅目(Isoptera)，鼻白蚁科(Rhinotermitidae)，散白蚁属 *Reticulitermes*，是我国建筑业主要危害蚁种。本项研究应用免疫细胞化学定位方法检测 c-fos-like 蛋白(Fos-like)在尖唇散白蚁的繁殖蚁和工蚁精、卵发生中的定位，比较 Fos-like 在工蚁和繁殖蚁生殖细胞发育中的表达差异，初步探讨工蚁性腺不育的分子调节机制。

1　材料与方法

1.1　材料与样品制备

实验所用的尖唇散白蚁 *Reticulitermes aculabialis* 于 2009 年 5 月初采自西北大学教学楼一层，当时正有大量繁殖蚁长翅成虫从木质墙裙中分飞而出。将有大量白蚁的木板带回实验室，选取繁殖蚁(包括末龄若虫和成虫)和工蚁。繁殖蚁末龄若虫期体白色，翅芽达腹部中部；成虫体黑色，翅长超过腹部；工蚁为 5 龄以上的成熟工蚁，体长大于4.5 mm，无翅，体白色。切取它们的腹部放入 Bouin 液中固定过夜。每种材料各取 10 个进行免疫细胞化学反应程序。

1.2　免疫细胞化学反应程序

免疫细胞化学反应程序参照武汉博士德生物公司 SABC(Strept Avidin Biotin Complex)试剂盒中提供的方法。常规石蜡切片贴于涂有多聚赖氨酸的载玻片上，切片用二甲苯脱蜡，放入 30%-50%-70%-90%-95%-100% 系列酒精水化后，再放入新配制的 3% H_2O_2 溶液中 10 min 以抑制内源性过氧化物酶活性。在枸橼酸盐缓冲液中进行抗原热修复之后，滴加 5% BSA 封闭液，室温 20 min。第一抗体为兔抗 c-fos 多克隆抗体(1∶100 稀释，Santa Cruz 公司产品)，37℃ 孵育 1 h。第二抗体为羊抗兔 IgG 抗体(武汉博士德公司产品)，37℃孵育 20 min；然后加 SABC 复合物(武汉博士德公司产品)，37℃孵育 20 min；用 DAB 显色 10 min，苏木精轻度复染。对照实验用正常兔血清替代第一抗体进行孵育，其余步骤相同。实验结果在 Olympus CX41 显微镜(日本)下观察，用 Motic Image Plus2.0 数码图像采集系统拍照。

2　结果与分析

2.1　c-fos-like 在繁殖蚁和工蚁卵子发生中的表达

繁殖蚁在末龄若虫期，卵子发生经历卵母细胞分化期、卵母细胞生长期；进入成虫以后，卵母细胞进入卵黄形成期；工蚁仅有卵母细胞的分化期和生长期，无卵黄形成期。免疫细胞化学研究结果如表 1 所示，在繁殖蚁的末龄若虫期的卵子发生过程中有 c-fos-like 表达，可见免疫阳性物质定位于生长期的卵母细胞核和滤泡细胞核中(图版 Ⅰ：A)；繁殖蚁成虫期和工蚁的卵子发生过程中没有 c-fos-like

免疫阳性反应(图版Ⅰ: B, C)。抗体对照实验为阴性(图版Ⅰ: D)

表 1 c-fos-like 蛋白免疫阳性物质在尖唇散白蚁繁殖蚁和工蚁卵子发生过程中的分布

Table 1 Distribution of immunoactive substance of c-fos-like protein in the oogenesis of reproductives and workers of *Reticulitermes aculabialis*

	卵母细胞分化期 Differentiation stage	卵母细胞生长期 Growth stage	卵母细胞卵黄形成期 Yolk forming stage
繁殖蚁末龄若虫 Last instar nymph	−	+	
繁殖蚁成虫 Reproductive adult	−	−	−
工蚁 Worker	−	−	

2.2 c-fos 在繁殖蚁和工蚁精子发生中的表达

繁殖蚁和工蚁的精子发生都经历精原细胞、初级精母细胞、次级精母细胞、精细胞和精子时期。免疫细胞化学反应结果如表 2 所示: 繁殖蚁在末龄若虫期时, 精子发生过程中没有 c-fos-like 表达(图版Ⅰ: F); 繁殖蚁发育到成虫期有 c-fos-like 免疫强阳性反应, 阳性物质定位于精原细胞的细胞核中(图版Ⅰ: E)。工蚁精巢萎缩, 但也有完整的精子发生过程, 其精子发生过程中没有 c-fos-like 免疫阳性物质的出现(图版Ⅰ: G)。抗体对照实验为阴性(图版Ⅰ: H)。

表 2 c-fos 免疫活性物质在尖唇散白蚁繁殖蚁和工蚁精子发生过程中的分布

Table 2 Distribution of immunoactive substance of c-fos-like protein in the spermatogenesis of reproductives and workers of *Reticulitermes aculabialis*

	精原细胞 Spermatogonia	初级精母细胞 Primary spermatocyte	次级精母细胞 Secondary spermatocyte	精细胞 Spermatid	精子 Sperm
繁殖蚁末龄若虫 Last instar nymph	−	−	−	−	
繁殖蚁成虫 Reproductive adult	+	−	−	−	−
工蚁 Worker	−	−	−	−	−

3 讨论

3.1 Fos-like 在白蚁的精、卵发生过程中调节生殖细胞的发育

本研究用 c-fos 抗体对尖唇散白蚁性腺进行免疫识别, 发现繁殖蚁的精巢和卵巢中均有 c-fos-like 蛋白表达分布, 免疫阳性物质分布在精原细胞核以及生长期的卵母细胞核和滤泡细胞核。c-fos 是生殖细胞增殖和分化的重要调节因子, 在细胞核内起着基因表达调控作用, Fos 与 Jun 结合形成 Fos-Jun 复合物, 该复合物是激动蛋白(activator protein 1, AP-1)的主要成分, 可以结合到靶基因的调节区影响基因表达, 调节细胞的生理活动(Rusovici and LaVoie, 2003)。在蛙 *Rana esculenta* 的繁殖期的精巢中, 用免疫细胞化学定位方法已经证实 Fos 定位于精原细胞核中, 参与调节精母细胞的有丝分裂(Chieffi *et al.*, 1995); 在蜥蜴的精子发生过程中, c-fos 蛋白定位于精原细胞和精母细胞核, 调节精原细胞的增殖和精母细胞的减数分裂(Chieffi *et al.*, 1997); c-fos 表达降低可引起男性精子缺乏导致不育(Araujo *et al.*, 2009)。在卵子发生过程中 c-fos 的表达产物与卵泡的早期发育有密切关系, 它调节滤泡细胞的生长, 促进卵母细胞的发育和成熟(Dobens *et al.*, 2001)。我们在白蚁的性腺中首次发现有 Fos-like 的存在, 说明其在调节白蚁精子和卵子发生方面有重要作用, 它可能参与调节精原细胞发育参与精子的发生, 而在卵巢中直接作用于生长期的卵母细胞和滤泡细胞来调节卵子的发生。

3.2 Fos-like 在工蚁和繁殖蚁精子发生中的表达具有显著差异

研究结果显示, Fos-like 在工蚁精子发生过程中没有表达; 在繁殖蚁中仅在成虫期精子发生中有表达, 而在若虫期没有表达, 这种结果与三者之间生殖能力的差异相一致。F-fos 在生殖细胞内的表达具有个体发育的阶段性, Cobellis 等(2002)研究发现, 蛙在非生殖期内精原细胞核内没有 Fos 蛋白的表达, 而在每年的生殖期精子发生重新开始时, Fos 在精原细胞核中大量表达, 因而可以确定 Fos 与在生殖周期内的精原细胞的增殖有关。尖唇散白蚁的末龄若虫经过一次蜕皮成为长翅繁殖蚁(成虫), 几天后繁殖蚁群体性地从巢内飞出(称分飞或婚飞), 雌雄配对寻找合适的场所建立新的群体, 成为蚁王和蚁后。婚飞是白蚁重要的性行为, 此期

的繁殖蚁正处于生殖周期，精巢管中的精子发生处于活跃期，精原细胞正在大量增殖，精母细胞减数分裂以产生大量的精细胞，精细胞经过变态分化形成精子，为婚飞配对后的受精做准备。c-fos 表达促使精原细胞增殖是性腺成熟和具有生殖能力的标志（Cobellis *et al*., 2002），在繁殖蚁成虫的精子发生过程中精原细胞核内有 c-fos 表达，表明 c-fos 通过调控精原细胞的增殖来影响精子的发生；同时也显示在繁殖蚁成虫期精原细胞大量增加，可以形成大量的精子，具有了生殖能力。而工蚁和繁殖蚁若虫，虽然精巢管内可见有完整的精子发生过程甚至能形成精子，但是在两者的精原细胞中均没有 c-fos 表达，表明此时精子发生处于相对静止时期，也就意味着在生理功能上正处于非生殖状态，不具有生殖能力。从 c-fos 表达的角度可以认为工蚁的精巢发育水平与繁殖蚁若虫基本相同，由于精原细胞停止增殖而使精子发生处于相对抑制状态。

3.3　Fos-like 在工蚁和繁殖蚁卵子发生中的表达具有显著差异

本文进一步研究比较了 c-fos 在工蚁和繁殖蚁卵子发生中的表达，结果表明 c-fos-like 仅在繁殖蚁末龄若虫期的生殖细胞中表达，定位于生长期的卵母细胞核和滤泡细胞核中；工蚁和繁殖蚁成虫的卵子发生过程中都没有 c-fos-like 表达。卵母细胞由分化期发育到生长期，体积迅速增大，卵母细胞外出现滤泡细胞。当滤泡细胞完整地将卵母细胞包围后体积显著增加，分裂为多核的长柱状细胞时，细胞核正进行着活跃的合成活动，其细胞内 DNA 和 RNA 的转录和转译活动主要是为了自身分裂增殖的需要（奚耕思和郎东梅，2003）；滤泡细胞对卵母细胞成熟与发育是必不可少的，滤泡细胞直接为卵母细胞提供营养物质和传递发育信息，协助卵母细胞间接地摄取外源性营养物质。已有研究表明 Fos 在卵子发生早期的滤泡细胞核中表达调节滤泡细胞的增殖和发育（Rusovici and LaVoie, 2003；Oktay and Oktay, 2004）。在白蚁繁殖蚁末龄若虫卵子发生的生长期，c-fos 强烈表达显示其不但可以直接促进卵母细胞发育，还参与了滤泡细胞增殖和生长。繁殖蚁成虫期，卵子发生进入卵黄形成期，卵母细胞内进行卵黄积累，卵黄形成后期滤泡细胞呈细柳叶状，开始退化。本研究中在卵黄形成期的卵母细胞和滤泡细胞中未见 c-fos 免疫阳性物质出现，一方面表明 c-fos 并不直接在卵黄形成过程中起作用；另一方面，从卵母细胞卵黄形成的开始到完成，滤泡细胞是逐渐退化和凋亡的过程，而 c-fos 在功能上是促细胞增殖和生长的基因，因此可以解释 c-fos 在此期的滤泡细胞中没有表达的原因。与繁殖蚁相比，工蚁卵子发生过程中没有 c-fos 的表达，这与工蚁的卵母细胞和滤泡细胞提前退化和凋亡有关。工蚁的卵母细胞较小，同时滤泡细胞开始萎缩、退化，变成细长条状；而繁殖蚁在卵黄期结束时，滤泡细胞才呈长条柳叶形退化状态，这与工蚁的滤泡细胞形态非常相似（朱蓉等，2009）。工蚁卵子发生的抑制可能与 c-fos 没有正常表达有重要关系，c-fos 表达缺失可能导致卵母细胞和滤泡细胞无法正常增值和发育，使卵母细胞无法进入卵黄形成阶段，不能形成成熟的卵子，导致工蚁不育。

3.4　Fos-like 在白蚁性腺中的表达可能与激素调节有关

工蚁虽然不育，但具有转化为补充繁殖蚁的潜能。已有研究证明工蚁品级的转化以及性腺发育与体内激素水平有关（Elliott and Stay, 2008）。c-fos 又被称为即刻早基因（immediate-early gene, IEG），能被激素诱导作出反应，进行表达（Peterfi *et al*., 2004）。c-fos 在精、卵发生中的表达与激素调节有密切的关系，激素可以通过 c-fos 途径参与对生殖细胞发育的调节。比如促性腺激素释放激素可以诱导蛙的精原细胞核内的 Fos 免疫阳性反应强烈增加，通过调节 c-fos 在精原细胞中的表达从而诱导精原细胞有丝分裂的发生（Cobellis *et al*., 2003）。对大鼠卵巢 Fos 蛋白的免疫组织化学研究表明，促性腺激素能够诱导 Fos 在未成熟的滤泡细胞中迅速表达，Fos 可能在促性腺激素对滤泡细胞分泌功能的调控中有重要作用（Sharma and Richards, 2000）。苏晓红等（2004）报道了促性腺激素（gonadotropins, GtH）在白蚁脑中的分布，发现 GtH 分布在繁殖蚁前脑中，工蚁脑中未见有 GtH 免疫阳性物质的分布。Fos 在繁殖蚁和工蚁精卵子发生中的定位结果与脑分泌促性腺激素的结果相一致。在巢群需要的情况下，工蚁前脑可以启动分泌 GtH，通过血液循环到达性腺，诱导 Fos 在生殖细胞中的表达，从而促进精子发生中精原细胞的增殖以及卵子发生中卵母细胞的生长和滤泡细胞的增殖，转化成为补充繁殖蚁。

参 考 文 献（References）

Araújo FC, Oliveira CA, Reis AB, Del Puerto HL, Martins AS, Reis FM, 2009. Expression of the proto-oncogene c-fos and the

immunolocalization of c-fos, phosphorylated c-fos and estrogen receptor beta in the human testis. *Histol. Histopathol.*, 24(12): 1515-1522.

Chieffi P, Angelini F, Pierantoni R, 1997. Proto-oncogene activity in the testis of the lizard, *Podarcis s. sicula*, during the annual reproductive cycle. *General and Comparative Endocrinology*, 108(2): 173-181.

Chieffi P, Minucci S, Cobellis G, Fasano S, Pierantoni R, 1995. Changes in proto-oncogene activity in the testis of the frog, *Rana esculenta*, during the annual reproductive cycle. *General and Comparative Endocrinology*, 99(2): 127-136.

Ciapponi L, Bohmann D, 2002. An essential function of AP-1 heterodimers in *Drosophila* development. *Mechanisms of Development*, 115(2): 35-40.

Cobellis G, Meccariello R, Fienga G, Pierantoni R, Fasano S, 2002. Cytoplasmic and nuclear fos protein forms regulate resumption of spermatogenesis in the frog, *Rana esculenta*. *Endocrinology*, 143(1): 163-170.

Cobellis G, Meccariello R, Minucci S, Palmiero C, Pierantoni R, Fasano S, 2003. Cytoplasmic versus nuclear localization of fos-related proteins in the frog, *Rana esculenta*, testis: *in vivo* and direct *in vitro* effect of a gonadotropin-releasing hormone agonist. *Biology of Reproduction*, 68(3): 954-960.

Dequier E, Souid S, Pál M, Maróy P, Lepesant JA, Yanicostas C, 2001. Top-DER- and Dpp-dependent requirements for the *Drosophila fos/kayak* gene in follicular epithelium morphogenesis. *Mech. Dev.*, 106(2): 47-60.

Dobens LL, Martín-Blanco E, Martínez-Arias A, Kafatos FC, Raftery LA. 2001. *Drosophila puckered* regulates Fos/Jun levels during follicle cell morphogenesis. *Development*, 128(10): 1845-1856.

Elliott KL, Stay B, 2008. Changes in juvenile hormone synthesis in the termite *Reticulitermes flavipes* during development of soldiers and neotenic reproductives from groups of isolated workers. *Journal of Insect Physiology*, 54(2): 492-500.

Huang FS, Zhu SM, Ping ZM, He XS, Li GX, Gao DR, 2000. Fauna of China, Insecta, volume 17, Isoptera. Science Press, Beijing. 3-39. [黄复生, 朱世模, 平正明, 何秀松, 李桂祥, 高道蓉, 2000. 中国动物志: 昆虫纲, 第十七卷, 等翅目. 北京: 科学出版社. 3-39]

Kockel L, Homsy JG, Bohmann D, 2001. *Drosophila* AP-1: lessons from an invertebrate. *Oncogene*, 20(19): 2347-2364.

Liu YZ, Tan SJ, Wei HJ, Sun JN, Tang GQ, Chen S, 2002. The developmental length for flight and inhibition from reproductives on individual differentiation of colony of *Reticulitermes chinensis* Snyder. *Acta Entomologica Sinica*, 45(3): 346-351. [刘源智, 谭速进, 魏翰均, 孙剑宁, 唐国清, 陈诗, 2002. 黑胸散白蚁的分飞成熟年龄及生殖蚁对子代个体分化的抑制作用. 昆虫学报, 45(3): 346-351]

Oktay KH, Oktay MH, 2004. Immunohistochemical analysis of tyrosine phosphorylation and AP-1 transcription factors c-Jun, Jun D, and Fos family during early ovarian follicle development in the mouse. *Appl. Immunohistochem. Mol. Morphol.*, 12(4): 364-369.

Peterfi Z, Churchill L, Hajdu I, Obal JrF, Krueger JM, Parducz A, 2004. Fos-immunoreactivity in the hypothalamus: dependency on the diurnal rhythm, sleep, gender, and estrogen. *Neuroscience*, 124(3): 695-707.

Riesgo-Escovar JR, Hafen E, 1997. Common and distinct roles of DFos and DJun during *Drosophila* development. *Science*, 278(5338): 669-672.

Rousseau E, Goldstein ES, 2001. The gene structure of the *Drosophila melanogaster* homolog of the human proto-oncogene *fos*. *Gene*, 272(2): 315-322.

Rusovici R, LaVoie HA, 2003. Expression and distribution of AP-1 transcription factors in the porcine ovary. *Biol. Reprod.*, 69(1): 64-74.

Scharf ME, Wu-Scharf D, Pittendrigh BR, Bennett GW, 2003. Caste and development-associated gene expression in a lower termite. *Genome Biol.*, 4(10): R62.

Sharma SC, Richards JS, 2000. Regulation of AP1 (Jun/Fos) factor expression and activation in ovarian granulosa cells: relation of JunD and Fra2 to terminal differentiation. *J. Biol. Chem.*, 275(43): 33718-33728.

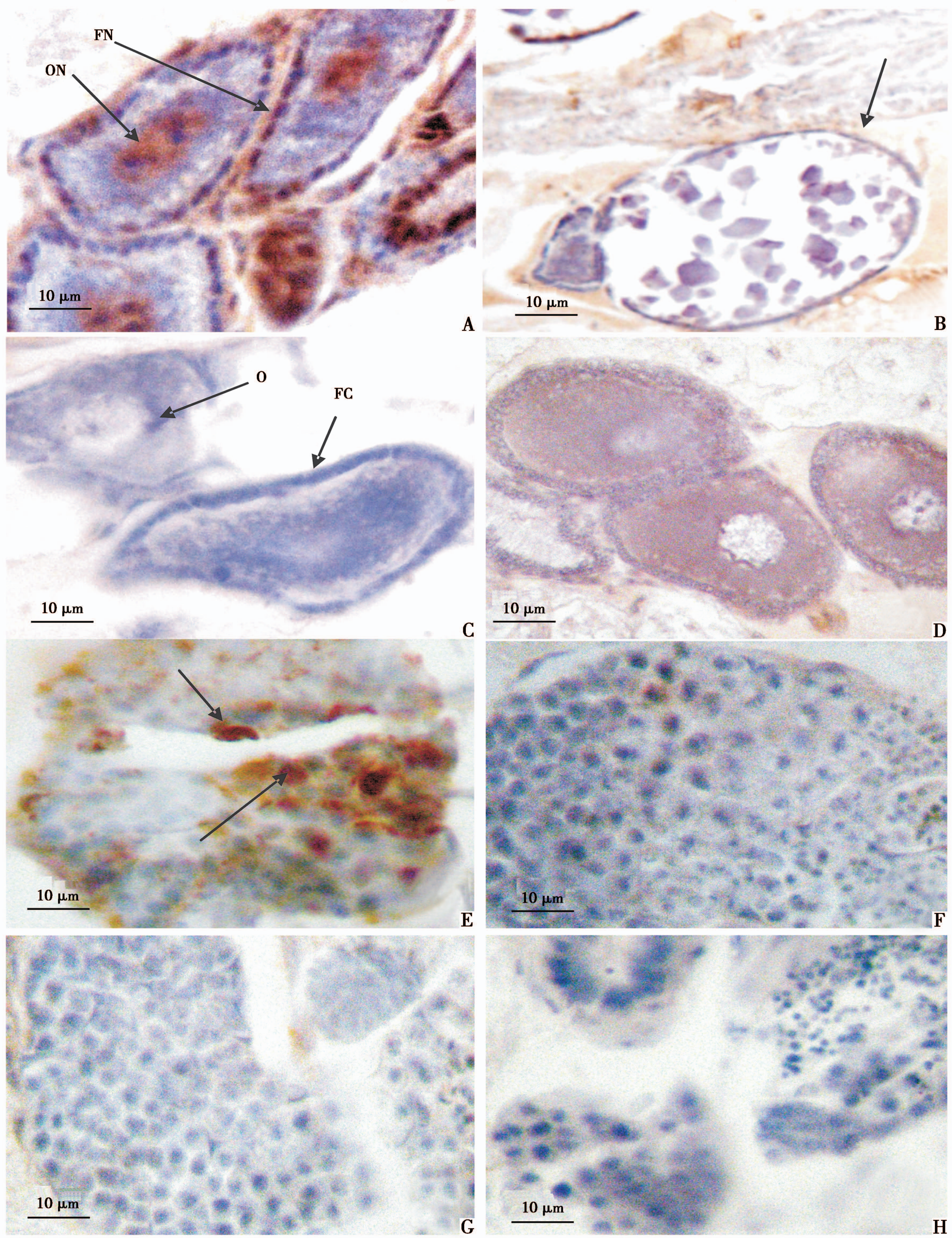
Su XH, Xi GS, Li K, 2004. Immunocytochemical localization of gonadotropins in termite brains. *Acta Zoologica Sinica*, 50(2): 240-244. [苏晓红, 奚耕思, 李柯, 2004. 促性腺激素在白蚁脑中的免疫细胞化学定位. 动物学报, 50(2): 240-244]

Su XH, Xi GS, Zhang M, 2005. Immunocytochemical localization of c-fos protein in termite brains following flying behavior. *Acta Biologiae Experimentalis Sinica*, 38(1): 87-90. [苏晓红, 奚耕思, 张敏, 2005. c-fos 蛋白在白蚁婚飞时脑中免疫组织化学定位观察. 实验生物学报, 38(1): 87-90]

Xi GS, Lang DM, 2003. Variation of DNA and RNA contents in the oogenesis of *Teleogrynus mitratus*. *Entomological Knowledge*, 40(2): 172-175. [奚耕思, 郎东梅, 2003. 北京油葫芦卵子发生中 DNA 及 RNA 动态变化研究. 昆虫知识, 40(2): 172-175]

Zhu R, Su XH, Wang YX, 2009. Comparative study on the oogenesis between workers and queens of *Reticulitermes aculabialis*. *Chinese Bulletin of Entomology*, 46(5): 732-735. [朱蓉, 苏晓红, 王云霞, 2009. 尖唇散白蚁工蚁和繁殖蚁卵子发生比较. 昆虫知识, 46(5): 732-735]

(责任编辑: 赵利辉)



A：在繁殖蚁末龄若虫期卵巢中，Fos-like 免疫阳性物质定位于生长期的卵母细胞核(ON)和滤泡细胞核(FN)中 In the ovary of the last instar nymph, immunopositive Fos-like was shown in nuclei of oocytes (ON) and follicle cells (FN) at the growth stage of oogenesis; B：在繁殖蚁成虫卵巢中，卵黄形成期的卵母细胞中没有 Fos-like 免疫阳性表达 In the ovary of the adult reproductive, immunopositive Fos-like was not observed in the oocytes at yolk forming stage; C：在工蚁的生长期的卵母细胞(O)和滤泡细胞中(FC)没有 Fos-like 免疫阳性表达 No expression of Fos-like in the oocytes (O) and follicle cells (FC) in the worker; D：繁殖蚁末龄若虫卵子发生过程中的阴性对照 Negative control of Fos-like during oogenesis of the last instar nymph; E：繁殖蚁成虫期精原细胞核中有 Fos-like 免疫阳性反应 Immunopositive Fos-like was showed in the nuclei of spermatogonia of reproductive adults; F：在末龄若虫的精子发生中没有 Fos-like 免疫阳性反应 No immunoreactivity during spermatogenesis of the last instar nymph; G：在工蚁的精子发生中没有 Fos-like 免疫阳性表达 No immunoreactivity for c-fos-like protein was detected during spermatogenesis of workers; H：繁殖蚁精子发生过程中的阴性对照 Negative control of c-fos-like protein during spermatogenesis of reproductive adults.